Sitzungsber. Abt. I (1996) 203: 15–27

Sitzungsberichte
Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse Abt. I
Biologische Wissenschaften und Erdwissenschaften

Anmerkungen zur Körperwand-Muskulatur der Heteronemertinen (Stamm: Nemertini)

Von

W. Senz

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 10. Oktober 1996
durch das w. M. Heinz Löffler)

Zusammenfassung

Die Körperwand-Muskulatur der Heteronemertinen besteht (abgesehen von der Diagonalmuskelschicht) primär aus vier diskreten Entitäten: äußere Längs-, Ring-, Längs- und innere Ringmuskelschicht. Im Bereich der Mundöffnung reißen die Muskelschichten auf, wobei eine teilweise Verschmelzung der Muskelschichten auftreten kann. Bis auf die innere Ringmuskelschicht erstrecken sich alle Muskelschichten in den Preseptal-Bereich. Die Längs- und Ringmuskelschicht bilden hier den Zentralzylinder. Dieser kann zu einem zentralen Muskelzapfen modifiziert sein. Die äußere Längsmuskelschicht kann in Untereinheiten kompartimentiert sein, wobei die Anwesenheit einer subepidermalen Ringmuskulatur innerhalb der Heteronemertinen plesiomorphen Charakter besitzen dürfte. Die innere Ringmuskelschicht weist, wie überall innerhalb der Nemertinen, eine große Plastizität auf. In der Vorderdarm-Region ist sie zum Teil nur schwer gegenüber der Ringmuskulatur des Vorderdarms, einem ihrer Derivate, abzugrenzen.

Summary

Despite the diagonal musculature the heteronemertean body wall musculature primarily consists of four entities: outer longitudinal, circular,

longitudinal and inner circular muscle layer. The subepidermal musculature is part of the outer longitudinal muscle layer. Around the mouth the muscle layers are interrupted and several of them may amalgate to a varying degree. In several heteronemerteans it is difficult to distinguish between the inner circular muscle layers and its derivative, the foregut circular muscle layer. The outer longitudinal, circular, and longitudinal muscle layer extend into the preseptal area, with the longitudinal and circular layer forming the cephalic muscle cylinder. This cylinder is transformed into a cord in several species.

Einleitung

Unser Verständnis des Bauplans der Nemertinen und der einzelnen Nemertinen-Taxa weist noch große Lücken auf. Vorliegender Aufsatz stellt einen Mosaikstein im Dienste der Verringerung dieser Lücken dar. Objekt der Untersuchung ist die Körperwand-Muskulatur der Heteronemertinen. Genauerhin werden die Fragen diskutiert, welche Muskelschichten hieran Teil haben (lediglich die Diagonalmuskulatur wird nicht diskutiert), und wie es um die Körperwand-Muskulatur in dem Preseptal-Bereich bestellt ist.

Material and Methoden

Die Arbeit basiert vor allem auf den in SENZ (1993a, b, 1996) erwähnten Heteronemertinen. Zusätzlich wurde Material des Naturhistorischen Museums in Wien (NHMW-EV) verwendet: *Valencinura* sp. (NHMW-EV 16708/3537; Arbeschreibung in Vorb.), *Baseodiscus* sp. (NHMW-EV 5176/3541) und *Borlasia bilineata* SCHMARDA, 1859 (NHMW-EV 5200/3582 & 5201/3581; Wiederbeschreibung und systematische Diskussion in Vorb.). Von den Tieren wurden Querschnitt-Serien hergestellt (Einbettung in Paraplast; Schnittdicke: 7 bzw. 10 µm; Farbstoff: Kernechtrot-Pikroindigokarmin).

1. Die Muskelschichten der postseptalen Körperwand der Heteronemertinen

1.1. Die äußere Längs-, Ring- und Längsmuskelschicht

In der Literatur wird zumeist vertreten, daß die Heteronemertinen die Muskelschichten der Palaeonemertinen besitzen (zunächst sind nur die Ringmuskelschicht (= RM) und Längsmuskelschicht (= LM) von In-

teresse) sowie die äußere Längsmuskelschicht (= ÄLM) (vgl. z.B. GIBSON 1982). Innerhalb der Palaeonemertinen kommt eine ÄLM nur in *Carinoma* OUDEMANS, 1885 vor. Mit größter Wahrscheinlichkeit sind die ÄLM in *Carinoma* und den Heteronemertinen konvergente Bildungen (vgl. BERGENDAL 1903) SENZ (1992) versucht nachzuweisen, daß die ÄLM von der distalen Basalmembran (liegt der Epidermis an) bis zur proximalen Basalmembran (liegt der Ringmuskelschicht an) reicht. Dies bedeutet, daß auch die subepidermale Muskulatur (= SM) und die Dermis Teile der ÄLM sind. SENZ (1992) folgend ist die Stratifizierung der ÄLM in subepidermale Muskulatur, (diskrete) Dermis und muskulären Teil der ÄLM (reicht von der diskreten Dermis bis zur proximalen Basalmembran; Fig. 8) innerhalb der Heteronemertinen ein apomorphes Merkmal. Lediglich die Anwesenheit der subepidermalen Ringmuskelschicht dürfte innerhalb der Heteronemertinen plesiomorphen Charakter besitzen (vgl. NORENBURG 1993), von der Ausbildung der genannten Stratifizierung also unabhängig sein.

RISER (1993, teilweise auch 1990) vertritt eine hiervon abweichende Position, die sich vor allem dagegen ausspricht, daß die genannten Muskelschichten diskrete Entitäten sind. Die Position RISERS wird von zwei Überlegungen geleitet: 1) '[the] basic acoelomate bilaterian body plan in which subepidermal circular muscles (SCM) followed by longitudinals (SLM) prevails in heteronemertines' RISER (1993: 152); 2) 'They [SCM, SLM] pass around the mouth beneath the oral epithelium which occurs between the epidermis and buccal epithelium: a position corresponding closely to the location of the original blastopore and point of proliferation of the mesoderm' (l.c.: 152). RISER schließt hieraus, daß die Region um die Mundöffnung dafür prädestiniert ist anzuzeigen, wieviele Muskelschichten vorliegen, bzw. aus welchen Untereinheiten die einzelnen Schichten bestehen. Dies führt zu folgenden Aussagen: 1.: 'A major number of circular fibers are carried dorsally (Fig. 11. [zeigt *Tarrhomyos luridus* (VERRILL, 1873)–Mundregion]) as the ICM at the posterior end of the mouth, but additional fibers participate in this to the anterior end of the mouth. Some SCM fibers retain their subepithelial position along the sides of the buccal cavity leaving in the vicinity of the esophageal nerves and continuing dorsally to abut the ventral side of the horizontal muscle plate. Additional circular fibers radiate into the head of *Tarrhomyos* [RISER, 1993] and in the genus *Cerebratulus* [RENIER, 1804] such fibers spread out posterior (Fig. 12 [zeigt *Cerebratulus marginatus* RENIER, 1804–postorale Region]) as well as anterior to the mouth. These fibers are referred to as diagonal fibers. Many of these fibers near the mouth course through the subepidermal glands, but eventually, most come to lie in the C[onnective] T[issue] on which the glands abut' (l.c. 152–3); 2.: 'The

longitudinal muscles pass around the mouth as a unit (Fig. 10 [zeigt *Micrura affinis* (STIMPSON, 1854)-Mundregion] inside the SCM. A portion of the layer expands dorsally, retaining a position internal to the SCM and epithelium of the wall of the buccal cavity. ... Posterior to the mouth, they constitute that portion of the ILM internal to the ICM. Another group of longitudinal muscle bundles continue posteriorly in the connective tissue between the ICM and SCM. Extensive development of the subepidermal glands isolates bundles of longitudinal muscles against the SCM in the genera (sensu stricto) *Lineus* (SOWERBY, 1806), and *Micrura* (EHRENBERG, 1828). For descriptive purposes these bundles should be reffered to as subepidermal longitudinal muscles and the bundles between the bases of the glands and the ICM as outer longitudinal muscles (OLM)' (l.c.: 153–154); 3.: 'An examination of lineid heteronemerteans at my disposal indicates that the ILM also blends into the longitudinal muscle organisation around the mouth, except in those species in which the subepidermal buccal glands press against (*Cerebratulus bicornis* JOUBIN & FRANCOIS, 1892) or pass through (*Micrura alaskensis* COE, 1901) the ICM below the buccal nerves. In *Adenorhagas aurantiafrons* RISER, 1990 the ILM is blocked by the esophageal nerves from combining the other longitudinal muscles' (RISER 1990: 604). Faßt man diese Aussagen zusammen, so ergibt sich, daß sensu RISER sämtliche Ringmuskelschichten der Körperwand (soweit sie RISER beachtet; vgl. Kapitel 1.2.) als Untereinheiten der SRM (sensu RISER) der Heteronemertinen-Vorfahren aufzufassen sind (vgl. 1. Zitat). Analoges gilt für die Längsmuskelschichten und die SLM (vgl. 2. und 3. Zitat).

Sensu RISER liegen also zwei Entitäten vor, die in einzelne Untereinheiten gespalten sind. Hiergegen spricht sich der Autor für drei Entitäten aus, ÄLM, RM und LM, wovon die ÄLM in Untereinheiten zerfallen kann (SENZ 1992). Zugleich schließt die Position des Autors nicht aus, daß die ÄLM phylogenetisch aus einer der stammesgeschichtlich älteren Muskelschichten entstanden ist. Dies bedeutet aber nicht, daß die Unterschiede zwischen RISER (1990, 1993) und dem Autor primär semantischer Natur sind. Beide Positionen implizieren nämlich unterschiedliche Szenarien der genetischen und epigenetischen Verankerung der Körperwand-Muskulatur. Die Möglichkeiten und Bürden für den evolutiven Wandel werden verschiedene sein, je nachdem, ob die Körperwand-Muskulatur in Form von zwei oder drei diskreten Einheiten kodiert ist.

Versucht man zwischen den beiden Positionen abzuwägen, so ist zunächst zu beachten, daß, abgesehen von der Mundregion, kein postseptaler Bereich existiert, an dem, topographisch betrachet, Hinweise für die RISERsche Einteilung in Entitäten existieren. Zudem ist festzuhalten, daß die Entwicklung der ÄLM in Zusammenhang mit der Ausrichtung auf

eine grabende Lebensweise der Heteronemertinen steht (vgl. NORENBURG 1985, 1993). Dies deutet die Möglichkeit an, die ÄLM als diskrete Muskelschicht verstehen zu können.

Aus Sicht des Autors verhält sich die Anatomie der Mundregion hierzu wie folgt: Für mehrere Heteronemertinen-Arten konnte gezeigt werden (SENZ 1993a, b, 1996), daß die RM und LM um die Mundöffnung herum aufreißen. Hierdurch entsteht eine Öffnung, durch die hindurch die Buccalhöhle Kontakt mit der Außenfläche des Körpers aufnimmt (= Mundöffnung; Fig. 8). Die Ränder der RM und LM reichen gleich ventrad gerichteten Armen nahe an die Mundöffnung heran (Fig. 1, 2). Der ventrale Teil der Körperwand-Muskulatur, der aus dem übrigen Verband herausgelöst worden ist, geht in den Muskelbalken ein (Fig. 1). Dieser besteht vor allem aus Fasern der inneren Ringmuskelschicht (vgl. SENZ 1993a), liegt der Buccalhöhle zunächst dorsal an und stellt das Vorderende der Vorderdarm-Muskulatur dar (vgl. SENZ 1993a, b, 1995). Daher auch kann der Balken nach hinten zu weit ventrad reichen, wodurch zwischen LM und Vorderdam-Wand eine weitere Ringmuskelschicht auftritt (Fig. 1, 8).

Das Auftreten der Buccalhöhle führt auch zu Änderungen im Bereich der SRM. Direkt vor und hinter der Mundöffnung sind die Fasern der SRM zumeist lockerer angeordnet als anderswo. An den Seitenrändern der Mundöffnung bildet die SRM orad gerichtete, blind endende Äste aus. Aus topographischen Gründen sind diese Enden gegen jene der RM, wie auch die des Muskelbalkens gerichtet (Fig. 1, 8). Eine derart gesetzmäßig-kontinuierliche Verbindung beider Muskelsysteme, wie sie RISER (1990, 1993) angibt, konnte in den hier untersuchten Arten nicht festgestellt werden. Auch kann die konstatierte Unterbrechung nicht im RISERschen Sinn ausschließlich auf die Lage von Drüsen rückgeführt werden. In *Lineopsella trilineata* (SCHMARDA, 1859) beispielsweise ist die SRM an der Vorderwand der Mundbucht verstärkt (pers. Beob.). Auf gleicher Höhe wird der ventrale Teil der RM aus der übrigen RM herausgelöst. Bevor diese Fasern in den Muskelbalken eingehen bilden sie einen lockeren, etwas ventrad erweiterten Verband. Dieser ist aber deutlich von der SRM getrennt, ohne, daß Drüsen hierfür ausschlaggebend wären. Diese Trennung besteht auch im Bereich der Mundbucht-Seitenwände. Nach hinten zu wachsen die Arme der RM (und LM) ventrad aus, bis sie hinter der Mundbucht den Vorderdarm ventral vollständig umgreifen. Da die ventrale Vorderdarm-Wand gleich hinter der Mundöffnung noch relativ nahe der Epidermis liegt, kommen hier die SRM und die RM tatsächlich beinahe in direkten Kontakt miteinander.

Gerade dieser fehlende kontinuierliche Übergang der einzelnen Ringmuskel-Einheiten ermöglicht, daß die Längsmuskel-Einheiten um deren

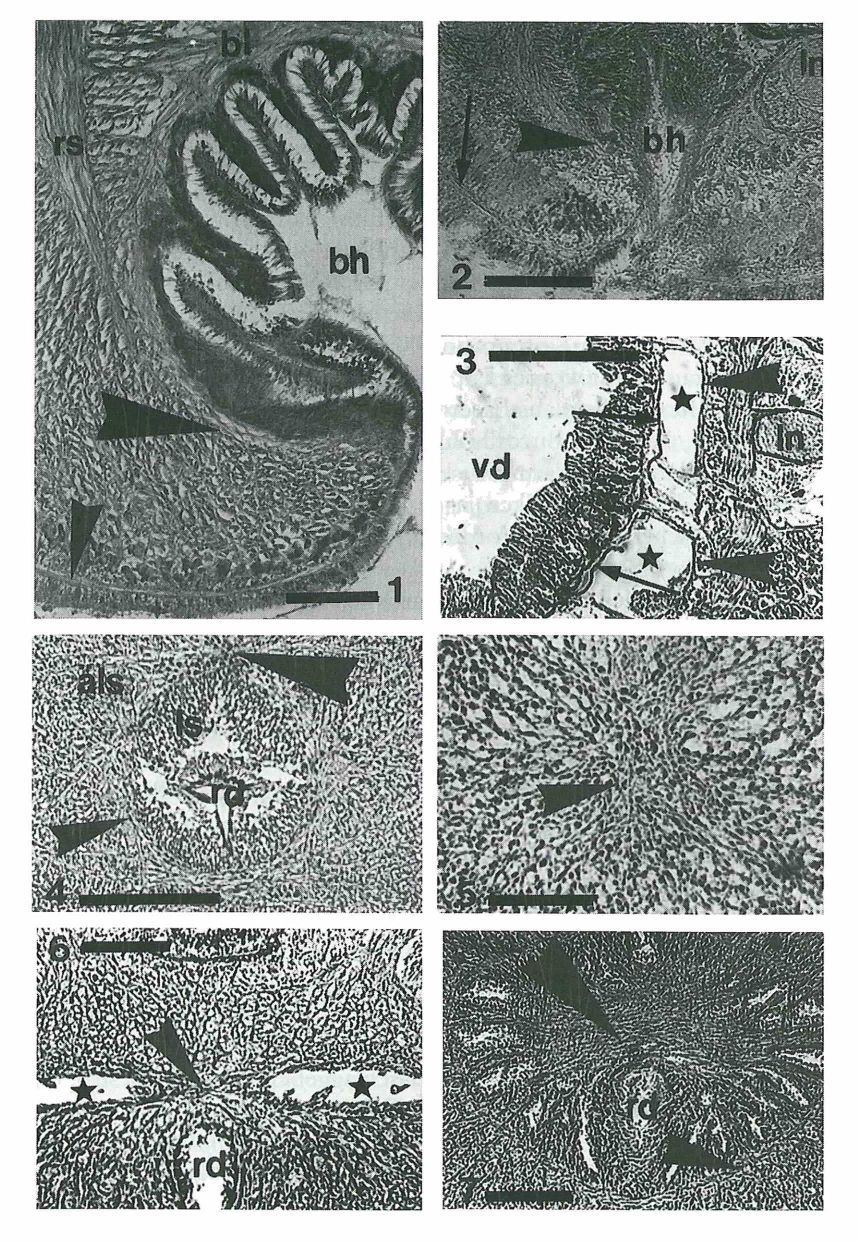


Fig. 1–7. **1** *Micrura rovinjensis* SENZ, 1993: Region der Buccalhöhle (Querschnitt; große Pfeilspitze: Enden der ventrad gerichteten Arme der RM und des Muskelbalkens; kleine Pfeilspitze: SRM); **2** *Mixolineus levitrontosus* SENZ, 1993: Region der Buccalhöhle (Querschnitt; Pfeilspitze: Ende des ventrad gerichteten Armes der RM; Pfeil: SRM); **3** *Baseodiscus*

blinden Enden zusammenfließen können (Fig. 1, 2). Bei mehreren vom Autor untersuchten Arten reichen die ventral gerichteten Arme der LM aber nicht so tief wie jene der RM. Daher unterbleibt die Verschmelzung der LM und ÄLM-Schichten.

Letztlich bleibt aber, daß zwischen den Arten deutliche Unterschiede auftreten (vgl. auch obige Zitate RISERS), sodaß bei einer rein casuistischen Argumentation, die gegenwärtig unumgänglich ist, darauf acht zu geben ist, daß man nicht consensualistische ad hoc Theorien (vgl. POPPER 1959) bildet. Dies ist der Fall, wenn bestimmte Varianten der Mundraum-Anatomie als phylogenetisch aussagekräftiger als andere aufgefaßt werden, ohne daß man hierfür begründete Argumente hat. Gerade dieser Status scheint aber den beiden oben erwähnten Argumenten RISERS nicht zuzukommen. Beide sind zu allgemeiner Natur, als daß sie die konkret vorliegende Situation erklären könnten. Dies bedeutet, daß sie nicht entscheiden lassen, ob tatsächlich eine Spaltung der Muskelschichten sensu RISER vorliegt, oder eine rein topographische Nähe ihrer blinden Enden, aus der eine teilweise Verschmelzung resultiert. Die Anatomie des Mundhöhlen-Bereichs bietet sich somit nicht als Ausgangspunkt für Theorien an.

Somit existiert keine begründete Alternative für die oben dargestellte Möglichkeit, die ÄLM, wie auch die LM und RM, als diskrete Entitäten aufzufassen. Damit kann die Theorie des Autors (SENZ 1992) aufrecht erhalten werden, daß sich die ÄLM als diskrete Entität stammesgeschichtlich aus subepidermalen Muskelfasern (wie sie bei einigen Palaeonemertinen auftreten; vgl. BERGENDAL 1993, SENZ 1992) entwickelt hat.

1.2. Die innere Ringmuskelschicht

BÜRGER (1895) rechnete die innere Ringmuskelschicht (= IRM) der Nemertinen nicht zur Körperwand. Diese Auffassung hat auch heute

←

sp.: Vorderdarm-Bereich (Querschnitt; Pfeilspitzen: IRM; Pfeile: Vorderdarm-Ringmuskulatur; Sterne: Gefäße des Vorderdarm-Gefäßnetzes); **4** *Cerebratulus niveus* (PUNNET, 1903): Preseptal-Bereich mit normal entwickeltem Zentralzylinder (Querschnitt; kleine Pfeilspitze: RM; große Pfeilspitze: Hinterende des Muskelzapfens, aus dem die RM ausgewachsen ist); **5** *C. niveus*: vorderer Preseptal-Bereich (Querschnitt; Pfeilspitze: Zentrum des Muskelzapfens); **6** *Borlasia bilineata* SCHMARDA, 1859; Preseptal-Bereich (Querschnitt; Pfeilspitze: Zentrum des Muskelzapfens; Sterne: Gefäße); **7** *Valencinura* sp.: Preseptal-Bereich (Querschnitt; kleine Pfeilspitze: RM; große Pfeilspitze: Muskelzapfen). Maßstab: **1** 0,1 mm; **2** 0,2 mm; **3** 0,2 mm; **4** 0,1 mm; **5** 0,1 mm; **6** 0,3 mm; **7** 0,2 mm. *äls* Äußere Längmuskelschicht, *bh* Buccalhöhle, *bl* Muskelbalken, *ln* Längsnervenstrang, *ls* Längsmuskelschicht, *rd* Rhynchodaeum, *rs* Ringmuskelschicht, *vd* Vorderdarm

noch nicht völlig an Einfluß verloren (vgl. z.B. GIBSON 1982, RISER 1993), obschon THOMPSON (1901), BERGENDAL (1902a, b) und WIJNHOFF (1910) nachzuweisen versuchten, daß die IRM Bestandteil der Körperwand der Nemertinen ist.

Der Autor versuchte bereits in anderen Aufsätzen zu zeigen (SENZ 1993c, 1995), daß der Position THOMPSONS, BERGENDALS und WIJNHOFFS zu folgen ist, obschon die IRM innerhalb der Nemertinen eine starke Tendenz aufweist, in individualisierte Muskeln überzugehen. Beispiele hierfür sind die Vorderdarm-Ringmuskulatur der Palaeo- und Heteronemertinen und die Dorsoventralmuskulatur der Mitteldarm-Region der Nemertinen allgemein (vgl. SENZ 1993a, b, 1995). Die IRM liegt daher nur bei wenigen Nemertinen als typische Körperwand-Schicht vor (SENZ 1995).

Nur für wenige Heteronemertinen-Gattungen wird in der Literatur die Existenz der IRM angegeben (z.B. *Valencinura* BERGENDAL, 1902; BERGENDAL 1902a, b). Von einer IRM wird hierbei nur dann gesprochen, wenn sie als typischer Muskelzylinder vorliegt (Fig. 9.1). Dies wird aber der auftretenden Plastizität nicht gerecht. So ist z.B. in *Cerebratulus niveus* (PUNNETT, 1903) und *Lineopsella trilineata* ein fließender Übergang zwischen einer typischen IRM und Dorsoventralmuskulatur gegeben (SENZ 1993a, 1996). In derartigen Situationen ist nicht immer klar entscheidbar, ob nun eine reduzierte IRM vorliegt, oder diese in Form eines ihrer Derivate.

Selbige Plastizität, bzw. fließender Übergang zwischen der IRM und einem ihrer Derivate, existiert auch im Vorderdarm-Bereich (Fig. 9.3): Einerseits sind Arten bekannt, z.B. *Oxypollela histriana* SENZ 1993, mit einer typisch entwickelten IRM (SENZ 1993a). Andererseits ist die IRM in vielen Arten vollständig in der Vorderdarm-Ringmuskulatur aufgegangen (Fig. 9.4). Die IRM, bzw. ihr Derivat, ist somit nicht mehr in direktem Kontakt mit der übrigen Körperwand-Muskulatur, sondern nur noch über Radiärmuskeln mit dieser verbunden (vgl. SENZ 1993a, b für Beispiele). Zwischen beiden Extremen gibt es Übergänge: (z.B.) in *Baseodiscus* sp. (vgl. Material and Methoden) und *Borlasia bilineata* SCHMARDA, 1859 tritt eine schwache Vorderdarm-Muskulatur aus Ringmuskelfasern auf, die über Radiärmuskeln mit der Körperwand verbunden sind (Fig. 3, 9.2.). Dieser gehören aber auch Ringmuskelfasern an, die zwischen der LM und dem Vorderdarm-Gefäßnetz liegen, somit also eine stark reduzierte IRM darstellen. Selbiges gilt für *Valencinura* sp., deren IRM aber noch relativ gut entwickelt ist (pers. Beob.). Das Gefäßnetz liegt in den genannten Arten somit innerhalb der IRM. Derartiges tritt auch in *Tubulanus*-Arten (Palaeonemertini) auf (vgl. SENZ 1993a, c, 1995).

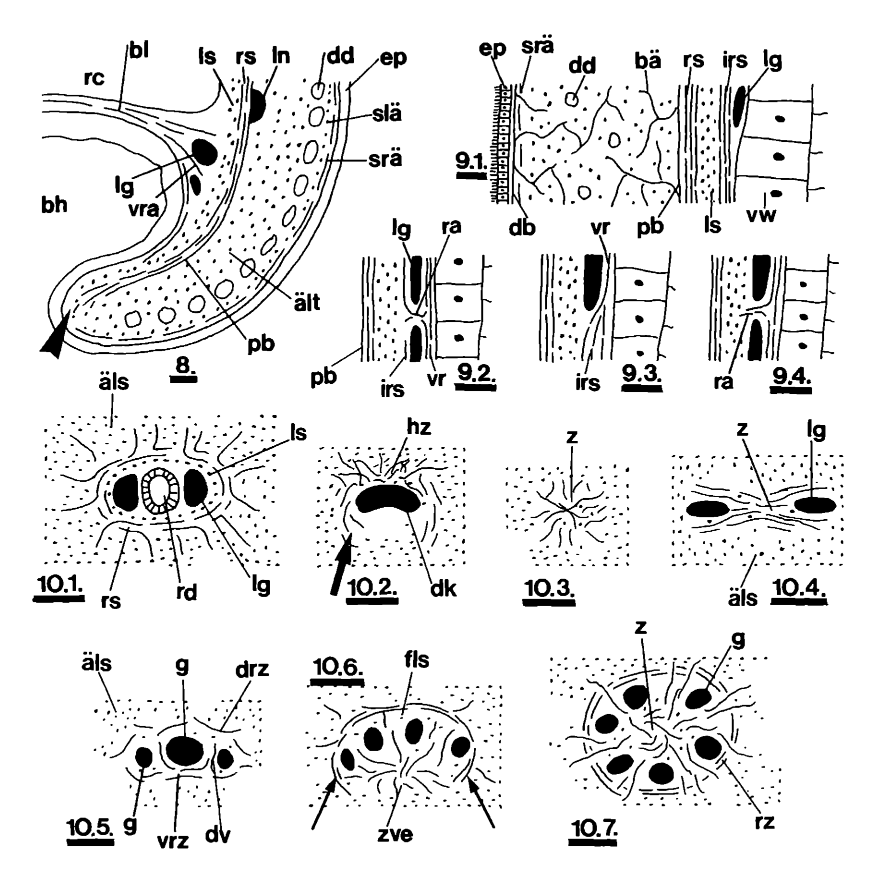


Fig. 8–10. Schematische Darstellung der getroffenen Hauptaussagen (vgl. Text). **8** Topographische Beziehung der Muskelschichten im Buccalhöhlen-Bereich (Querschnitt; Pfeil: Bereich der blinden Enden der RM, LM, ÄLM-Schichten und des Muskelbalkens; IRM nur als Muskelbalken eingezeichnet); **9** Plastizität der IRM im Vorderdarm-Bereich; **10** Zentralzylinder und Muskelzapfen des Preseptal-Bereiches: 10.1. plesiomorpher Zustand (= Zentralzylinder); 10.2.–7. Formen von Muskelzapfen (Pfeile: ventrad auswachsende Arme der Ringmuskelschicht des Zentralzylinders). *ält* äußere Längsmuskelschicht–muskulärer Teil, *bä* Bindegewebsbalken der ÄLM, *bh* Buccalhöhle, *bl* Muskelbalken, *db* distale Basalmembran, *dd* Dermaldrüse, *dk* Dorsalkommissur des Gefäßsystems, *drz* dorsaler Ringmuskel-Bogen des Zentralzylinders, *ep* Epidermis, *fls* Längsmuskelfaser, *g* Gefäß, *hz* Hinterende des Muskelzapfens, *irs* innere Ringmuskelschicht, *lg* Lateralgefäß, *ln* Längsnervenstrang, *ls* Längsmuskelschicht, *pb* proximale Basalmembran, *ra* Radiärmuskel, *rc* Rhynchocoel, *rd* Rhynchodaeum, *rs* Ringmuskelschicht, *rz* Ringmuskulatur des Zentralyzlinders, *slä* subepidermale Längsmuskulatur der ÄLM, *srä* subepidermale Ringmuskulatur der ÄLM, *vr* Vorderdarm-Ringmuskulatur, *vra* vorderster Radiärmuskel, *vrz* ventraler Ringmuskel-Bogen des Zentralzylinders, *vw* Vorderdarm-Wand, *z* Muskelzapfen, *zve* Muskelzapfen-Vorderende

Der Vollständigkeit wegen sei angefügt, daß die IRM im Gehirn-Bereich der Heteronemertinen in Form von Dorso- und Horizontalmuskeln auftritt (vgl. FRIEDRICH 1960). In *Valencinura* sp. ist besonders deutlich zu erkennen, daß diese Muskelfasern eine Einheit bilden, wie auch ihre Herkunft von der IRM. Im hinteren Gehirn-Bereich, die Horizontalmuskulatur ist hier stark enwickelt, fächert diese seitlich auf. Die am weitesten dorsolateral ziehenden Fasern werden hierbei von den davor noch gegenüber der Horizontalmuskulatur isoliert liegenden Dorsoventralmuskeln gebildet (pers. Beob.). Zudem zerfurchen die seitlichen Fächer der Horizontalmuskulatur teilweise die Seitengefäße. Die IRM kommt somit distal und proximal der Seitengefäße zu liegen, wobei die Muskelfaser-Abschnitte, die die Seitengefäße durchdringen, lagemäßig Radiärmuskeln entsprechen, wie sie in der Vorderdarm-Region anzutreffen sind (vgl. oben).

Nicht nur ist die IRM also eine den Heteronemertinen primär zukommende Schicht der Körperwand. Bei der Feststellung, ob sie einer bestimmten Heteronemertine zukommt oder sekundär fehlt, ist die dargestellte Plastizität zu beachten. Es muß also angegeben werden, in welchem Ausmaß sie in ihre Derivate übergegangen ist, oder ob sie, wenn auch diese fehlen, tatsächlich vollständig reduziert ist.

2. Anordnung der preseptalen Muskulatur in den Heteronemertinen

BÜRGER (1895: 224): 'Vollends ist die Musculatur des Kopfes bei den Heteronemertinen durchaus anders als die des Rumpfes. Denn es gibt hier im Kopfe keine verschiedenen Muskelschichten, sondern ein Muskelfibrillengeflecht, welches vor allen Dingen aus Längsfibrillen, die reichlich von quer, radial und ringförmig verlaufenden durchzogen werden'. BERGENDAL (1902a, b) führte den Nachweis, daß die Körperwand-Muskelschichten auch im Preseptal-Bereich auftreten, wo die RM und LM den sogenannten Zentralzylinder bilden (Fig. 4, 10.1). SENZ (1993c) versucht zu zeigen, daß lediglich die IRM im Preseptal-Bereich der Nemertinen fehlt (vgl. zudem die Beschreibungen des Zusammenhanges der pre- und postseptalen RM und LM in Heteronemertinen-Arten in SENZ 1993a, b, 1996).

In *Paralineopsis taki* IWATA, 1993 fehlt im Preseptal-Bereich eine typische ÄLM (IWATA 1993). Dieser, innerhalb der Heteronemertinen abgeleitete Zustand, stellt einen Sonderfall dar, unabhängig von der hier anstehenden Problematik.

Folgende Zitate verdeutlichen, daß die Position BERGENDALS gegenwärtig wohl nur teilweise Beachtung findet: RISER (1993: 153–154) 'A portion of the [LM] layer expands [im Mundbereich] dorsally, retaining a position internal to the SCM and epithelium of the wall of the buccal cavity. These bundles continue forward through the brain as part of the walls of the blood locunae and at the anterior end of the latter regain continuity with the other longitudinal muscles of the head'; GIBSON & OGREN (1990: 186): 'The cephalic musculature [in *Baseodiscus lumbricoides* (GRAFF, 1899)] consists principally of small bundles of longitudinal fibres extending between the cephalic gland lobules and a loosely arranged central meshwork of oblique and radial fibres (...); there is not, as in many heteronemerteans, a distinct cephalic muscle cylinder enclosing the rhynchodaeum and blood supply'

Legt man an beide Aussagen die Analyse BERGENDALS an, so ergibt sich für RISERS Argumentation, daß die als 'part of the walls of the blood lacunae' bezeichneten Fasern Teil der LM der Körperwand sind. Genauerhin sind sie Teil des von GIBSON & OGREN erwähnten 'distinct cephalic muscle cylinder', der sich aus der LM und RM der Körperwand zusammensetzt, und von der ÄLM umgeben wird.

Das Zitat GIBSON & OGRENS weist zudem auf einen von BERGENDAL (1902b: 89) bereits erwähnten Umstand hin: 'Die Heteronemertinen zeigen Formen, wo die inneren Schichten deutlich sind, und solche, bei denen sie kaum entdeckt werden können. Im letzteren Falle beruht die Verschiedenheit hauptsächlich darauf, daß die innere Längsmuskelschicht reduciert und die Ringmuskelschicht sowohl reduciert als auch umgebildet ist. Die Unterdrückung der inneren Schichten kann als eine Folge der starken Ausbildung der Kopfdrüse und der Cutisdrüsen außerhalb der Ringmuskelschicht... betrachtet werden'. Im Fall der angesprochenen Reduktionen kommt es zur Ausbildung eines zentralen Muskelzapfens, der aus (irregulär) radiär in die ihn umgebende ÄLM ausstrahlenden Muskelfasern besteht. Ein solcher Muskelzapfen tritt z.B. im vorderen Preseptal-Bereich von *Cerebratulus niveus* auf (Fig. 5), geht aber nach hinten zu fließend in einen normal entwickelten Zentralzylinder über (Fig. 4, 10.2.–3; SENZ 1993a). Räumlich hängt dieser Übergang mit der Verlagerung des Rhynchodaeums in eine zentrale Position innerhalb des Preseptal-Bereichs zusammen. In *Borlasia bilineata* (Fig. 6) und *Baseodiscus* spp. tritt ebenfalls ein Muskelzapfen auf (Fig. 10.4). Wie in *C. niveus*, so ist der Muskelzapfen auch hier mit dem Fehlen des Rhynchodaeums im Zentrum des Preseptal-Bereichs assoziiert. Selbiges gilt für *Valencinura* BERGENDAL, 1902 (BERGENDAL 1902a, b). In *Valencinura* sp. ist folgende Situation gegeben: Im Vorderende des Preseptal-Bereichs entspricht die RM einem sehr schwach entwickelten Zylinder, der die

Dorsalkommissur des Gefäßsystems umgreift. Nach hinten zu zerklüften dorsoventral orientierte Derivate der RM die Dorsalkommissur (Fig. 10.5). Wiederum etwas weiter hinten entsteht aus diesen dorsoventralen Muskelfasern und den ventralen, locker angeordneten Fasern der RM ein Muskelzapfen. Dieser löst sich von der restlichen RM, bzw. wird von dieser ventrad umwachsen (Fig. 10.6). Innerhalb der RM liegt somit der sternförmig ausstrahlende Muskelzapfen, zwischen dessen 'Strahlen' die Äste des Gefäßsystems liegen (Fig. 7, 10.7). Fasern der LM liegen irregulär im Muskelzapfen verstreut vor. Erst nahe der Rüsselinsertion steigt das Rhynchodaeum innerhalb des Preseptal-Bereiches in eine zentrale Lage auf. Der Muskelzapfen wird hierdurch median gespalten. Beide Hälften enden direkt vor der Rüsselinsertion.

Der Zentralzylinder kann also in den Heteronemertinen zu einem Muskelzapfen umgestaltet sein. Dies dürfte u.a. mit dem Fehlen des Rhynchodaeums im Zentrum des Preseptal-Bereichs in ursächlicher Beziehung stehen (vgl. zudem obiges Zitat von BERGENDAL 1902b).

Danksagung

Ich möchte mich bei Prof. Dr. Nathan W. Riser (North-Eastern University) für die Durchsicht einer älteren Version des Abschnittes 1.1. und wertvolle Anregungen bedanken. Bei Dr. Helmut Sattmann (Naturhistorisches Museum Wien) möchte ich mich für die Bereitstellung von Material bedanken.

Literatur

BERGENDAL, D. (1902a): Zur Kenntnis der nordischen Nemertinen.–Berg. Mus. Årb. 4: 1–22.

BERGENDAL, D. (1902b): Studien über Nemertinen II. *Valencinura bahusiensis* BGDL., ein Beitrag zur Anatomie und Systematik der Heteronemertinen.–Lunds Univ. Arskr. 38: 1–104.

BERGENDAL, D. (1903): Studien über Nemertinen. III. Beobachtungen über den Bau von *Carinoma* Oudemans nebst Beiträgen zur Systematik der Nemertinen.–Lunds Univ. Arskr. 39: 1–86.

BÜRGER, O. (1895): Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte.–Fauna Flora Golf. Neapel 22: 1–743.

FRIEDRICH, H. (1960): Bemerkungen über die Gattung *Micrura* Ehrenberg 1831 und zur Klassifikation der Heteronemertinen nebst vorläufigem Bestimmungsschlüssel.–Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 7: 48–62.

GIBSON, R. (1982): British Nemerteans.–In: D. M. Kermack & R. S. K. Barnes (eds.): Synopsis of the British Fauna (New Series). Cambridge (University Press).

GIBSON, R. & R. E. OGREN (1990): *Nematodemus lumbricoides* VON GRAFF, 1899 (Platyhelminthes Turbellaria, Tricladida) redescribed and transferred to the phylum Nemertea.–J. Nat. Hist. 24: 181–194.

IWATA, F. (1993): *Paralineopsis taki* gen. et sp. nov., a littoral heteronemertean from Japan, provided with special proboscideal, circulatory and sensory organs of significance to nemertean systematics.–Hydrobiologia 266: 185–201.

NORENBURG, J. L. (1985): Structure of the nemertine integument with consideration of its ecological and phylogenetic significance.–Amer. Zool. 25: 37–51.

NORENBURG, J. L. (1993): *Riserius pugetensis* gen. n., sp. n. (Nemertina: Anopla), a new mesopsammic species, and comments on phylogenetics of some anoplan characters.–Hydrobiologia 266: 203–218.

POPPER, J. R. (1959): The logic of scientific discovery.–London (Hutchinson).

RISER, N. W. (1990): New Zealand nemertines from kelp holdfasts: Heteronemertinea 1. *Adenorhagas aurantiafrons* gen. n., sp. n.–New Zealand J. Zool. 17: 597–606.

RISER, N. W. (1993): Observations on the morphology of some North American nemertines with consequent taxonomic changes and a reassessment of the architectonics of the phylum.–Hydrobiologia 266: 141–157.

SENZ, W. (1992): The phylogenetic origin of the heteronemertean (Nemertini) outer longitudinal muscle layer and dermis.–Zool. Anz. 228: 91–96.

SENZ, W. (1993a): Nemertinen europäischer Küstenbereiche (Nebst ergänzenden Angaben zur Anatomie von *Apatronemertes albimaculosa* WILFERT & GIBSON, 1974).–Ann. Naturhist. Mus. Wien 94/95B: 47–145.

SENZ, W. (1993b): New Nemerteans from Scilly Islands (Great Britain).–Ann. Naturhist. Mus. Wien 94/95B: 147–166.

SENZ, W. (1993c): On the preseptal area in Nemertini: The inner circular muscle layer of the body wall.–Zool. Anz. 231: 139–150.

SENZ, W. (1995): The 'Zentralraum': An essential character of the nemertean organisation.–Zool. Anz. 234: 53–62.

SENZ, W. (1996): Wiederbeschreibung und taxonomische Diskussion von *Borlasia trilineata* SCHMARDA, 1859 (Heteronemertini–Nemertini).–Ann. Naturhist. Mus. Wien 98B: 31–43.

THOMPSON, C. B. (1901): *Zygeupolia litoralis*, a new heteronemertean.–Proc. Acad. Nat. Sci. Arts Philad. 53: 657–739.

WIJNHOFF, G. (1910): Die Gattung *Cephalothrix* und ihre Bedeutung für die Systematik der Nemertinen, A: Anatomischer Teil.–Zool. Jb. Anat. Ontog. 30: 427–534.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfgang SENZ, Institut für Zoologie, Althanstraße 14, A-1090 Wien.